1969

CAPACITÉS THERMORÉGULATRICES

D'UN MAMMIFÈRE INSECTIVORE PRIMITIF,

LE TENREC;

LEURS VARIATIONS SAISONNIÈRES

par

Guy HILDWEIN

avec la collaboration technique de E. LAMARCHE et P. HOSSENLOPP

Laboratoire de Physiologie comparée de la thermorégulation associé au C.N.R.S.

Institut de physiologie, Faculté de Médecine. — 67-Strasbourg

Extrait des *ARCHIVES DES SCIENCES PHYSIOLOGIQUES*

1970, Vol. 24, N° 1

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

HILDWEIN Guy, Albert, Alphonse

Faculté des Sciences

Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles

Jury :

M. F.STUTINSKY, Président

M. P.MIALHE, Professeur, Faculté des Sciences, Strasbourg

M. C.KAYSER, Professeur honoraire, Faculté de Médecine, Strasbourg

M. J.CHATONNET, Professeur, Faculté de Médecine, Lyon

Date de la soutenance : le 8 décembre 1969

No d'enregistrement au C.N.R.S. : A.O. 3700

L'article recouvre en partie le travail de thèse et la contribution personnelle du candidat; d'autres articles ont parus précédemment ou sont en cours de parution.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548025_0027

Arch. Sci. physiol. ; 1970, 24, p. 55 à 71.

CAPACITÉS THERMORÉGULATRICES D'UN MAMMIFÈRE INSECTIVORE PRIMITIF, LE TENREC; LEURS VARIATIONS SAISONNIÈRES

par

Guy HILDWEIN

avec la collaboration technique de E. LAMARCHE et P. HOSSENLOPP

Laboratoire de Physiologie comparée de la thermorégulation associé au C.N.R.S. ;
Institut de Physiologie, Faculté de Médecine. 67-Strasbourg

(*Reçu le 16 septembre 1969*)

INTRODUCTION

L'hibernation, caractérisée par la régulation de la température centrale à un niveau considérablement inférieur à celui des homéothermes vrais, est une adaptation d'un type particulier à un climat tempéré froid. L'hibernation constitue-t-elle un perfectionnement de la thermorégulation [Twente et Twente (28)], ou est-elle la manifestation d'une thermorégulation déficiente, chez des espèces d'origine tropicale? Un certain nombre d'arguments parlent en faveur de la deuxième hypothèse : le niveau moyen de la production d'énergie, chez l'hibernant réveillé, est plus faible que celui des homéothermes vrais, et la thermorégulation physique des hibernants est déficiente [Kayser (17)], la pente de thermogenèse se rapprochant de celle des animaux tropicaux (27).

Ceci nous a conduit à nous intéresser à la thermorégulation du Tenrec de Madagascar (*Tenrec ecaudatus*), hibernant vivant dans un climat caractérisé par de faibles oscillations de température, et entrant en léthargie pour une

température ambiante (15 °C) beaucoup plus élevée que celle des hibernants de nos régions. Le Tenrec est l'un des représentants les plus primitifs de l'ordre des Insectivores [Grasse (5)]. La « léthargie » du Tenrec durant la période de juin à octobre a attiré l'attention dès le XIX^e siècle [Cuvier (2), Brown-Sequard (1)]. Eisentraut (3) mesure une température colonique basse (28,4 °C), tandis que Lachiver (20) observe, en fonction de la température ambiante, soit un état d'hibernation, soit un état réveillé. Kayser (15) note que la température optimale d'hibernation est de 15 °C; à cette température la production de chaleur est minimale. Nous-même mettons en évidence, d'une part (10) une production de chaleur minimale semblable à celle des hibernants de nos régions, d'autre part (11) l'hétérothermie saisonnière du Tenrec, qui au cours de la même expérience, peut réagir soit en homéotherme imparfait, soit en poikilotherme, sa thermorégulation se rapprochant ainsi de celle de certains animaux nouveau-nés (4).

Ces premiers résultats nous ont engagé à compléter cette étude de la thermorégulation du Tenrec en l'étendant au domaine de la neutralité thermique et des ambiances chaudes, en nous intéressant plus particulièrement à la thermorégulation physique.

TECHNIQUES

Nos expériences portent sur 5 animaux mâles et femelles, capturés à Madagascar fin mars et arrivés à Strasbourg par avion début avril *.

Les animaux sont conservés à des températures d'élevage tentant de reproduire le cycle saisonnier de leur pays d'origine : 15 °C (± 1) d'avril au 1^er octobre, 30 °C (± 1) du 1^er octobre au 31 mars [30 °C est la température préférentielle donnée par Herter (7, 8)]. Les animaux sont éclairés toute l'année par tubes fluorescents, selon l'alternance LD 12:12. Ils reçoivent quotidiennement de la viande hâchée et du lait, auquel on ajoute une fois par semaine quelques gouttes d'une solution polyvitaminée.

Les expériences débutent en janvier, les animaux vivant depuis 9 mois au laboratoire. Nous effectuons deux séries de mesures, l'une en janvier-février (été austral), l'autre en juin-juillet (hiver austral). Pour cette dernière série les animaux sont sortis de la glacière et placés à 30 °C, 24 heures avant l'expérience, afin qu'ils soient réveillés et actifs au moment des mesures.

Les expériences débutant à 10 h ont une durée de 12 heures à 24 heures consécutives; nous enregistrons simultanément les paramètres suivants : consommation d'oxygène, activité motrice, rejet de vapeur d'eau, température colonique. L'animal est dans l'obscurité complète.

Les techniques ont été décrites en détail par ailleurs (24).

---

* Nous exprimons notre reconnaissance à M. R. Albignac, directeur du Parc botanique et zoologique de Tananarive, qui nous a procuré les animaux, ainsi qu'à M. le ministre de l'Agriculture, de l'Expansion rurale et du Ravitaillement de Madagascar qui a autorisé la capture et l'exportation des animaux.

La consommation d'oxygène est mesurée en circuit ouvert alimenté en air sec, à l'aide d'un analyseur paramagnétique Beckman G 2, et la calorification totale calculée en estimant la valeur du coefficient thermique de l'oxygène à 4,8 kcal/litre O_2; la cage a un volume de 3,2 litres et le débit d'air est de 100 litres/h en janvier et 50 litres/h en juin. La vitesse du courant d'air dans la cage est de 0,2 cm/sec $^{-1}$ en janvier et 0,1 cm/sec^{-1} en juin.

L'activité motrice est mesurée par enregistrement des oscillations de la cage, redressées et intégrées sur une roue actographique de Fick [Heusner (9)].

Le rejet de vapeur d'eau est déterminé par pesée continue d'un absorbeur placé en aval de la cage [Malan et Hildwein (23)], l'urine émise par l'animal étant recueillie sous huile de paraffine. On calcule la déperdition calorique latente en admettant une chaleur latente de vaporisation égale à 0,58 kcal/g^{-1}.

L'humidité relative moyenne dans la cage, due au rejet de vapeur d'eau par l'animal, est de 43 p. 100 à 25 °C, 40 p. 100 à 30 °C et 41 p. 100 à 35 °C. Le calcul est effectué d'après la formule donnée par Lasiewski, Acosta et Bernstein (21) :

$$HR = \frac{x.100}{y.z}$$

HR : humidité relative (en pour cent);
x : production d'eau (g/litre^{-1});
y : débit d'air (litre/mn^{-1});
z : densité de vapeur saturante (g/litre^{-1}).

La température colonique est enregistrée en continu au moyen d'une sonde à thermistance enfoncée de 5 cm dans le colon; la sonde est fixée à une plaque de toile métallique, collée sur la peau de l'animal à l'aide d'une colle de contact soluble dans un diluant cellulosique.

RÉSULTATS

Nous utilisons les abréviations suivantes recommandées par Hardy (6) :

M : production de chaleur totale (kcal/kg^{-1}/heure^{-1});
E : déperdition calorique latente (kcal/kg^{-1}/heure^{-1});
T_{co} : température colonique (°C);
T_a : température ambiante (°C);
h : coefficient combiné de transfert de chaleur (anciennement conductance) [kcal/m^{-2}/heure^{-1}/°C^{-1});
p : poids de l'animal (kg);
A : surface de l'animal (m^2) calculée à partir de la formule de Meeh :

$$A^{cm2} = 10.P_g^{2/3}$$

N'ayant pas de données antérieures sur la loi des tailles chez le Tenrec, nous avons pris le parti de rapporter la production de chaleur au poids. Le poids des animaux s'échelonne de 0,520 à 1,210 kg en janvier (moyenne : 0,790 kg) et de 0,460 à 1,130 kg en juin (moyenne : 0,650 kg).

Le coefficient combiné de transfert de chaleur (conductance) est calculé à partir de la chaleur sensible :

$$h = \frac{(M - E)}{A\ (T_{co} - T_a)}$$

Nous avons résumé les résultats de l'ensemble de nos mesures sur le tableau I :

TABLEAU I

Valeurs moyennes et extrêmes des différents paramètres mesurés

m. : moyenne.
ve. : valeurs extrêmes.
N : nombre de mesures de 1/4 heure.

Saison	T_a	T_{co}		M		E		E / M		*h*		N
		m.	*ve.*	*m.*	*ve.*	*m.*	*ve.*	*m.*	*ve.*	*m.*	*ve.*	
		°C		kcal $kg^{-1}.h^{-1}$		kcal.$kg^{-1}.h^{-1}$		p. cent		kcal $m^{-2}.h^{-1}.°C^{-1}$		
Janvier.	35	36,5	36,1 36,9	2,135	1,661 2,640	1,660	1,155 2,130	77,7	62,8 87,9	2,3	0,9 3,8	87
	30	33,0	32,5 34,0	1,583	1,156 2,543	0,485	0,240 0,702	30,6	19,3 41,3	3,2	2,7 4,4	132
	25	30,9	29,9 32,0	2,460	1,845 3,139	0,617	0,464 0,866	25,1	17,2 30,0	2,5	1,8 3,2	96
Juin . . .	35	36,5	36,4 36,8	1,757	1,538 2,179	1,096	1,057 1,225	62,4	51,1 71,2	3,6	2,3 4,8	132
	30	32,0	31,4 32,5	0,963	0,648 1,338	0,352	0,247 0,565	36,6	32,4 42,2	2,5	2,1 3,3	297
	25	30,4	29,8 30,7	1,667	1,166 1,896	0,436	0,250 0,535	26,1	21,5 28,2	1,85	1,8 1,9	198

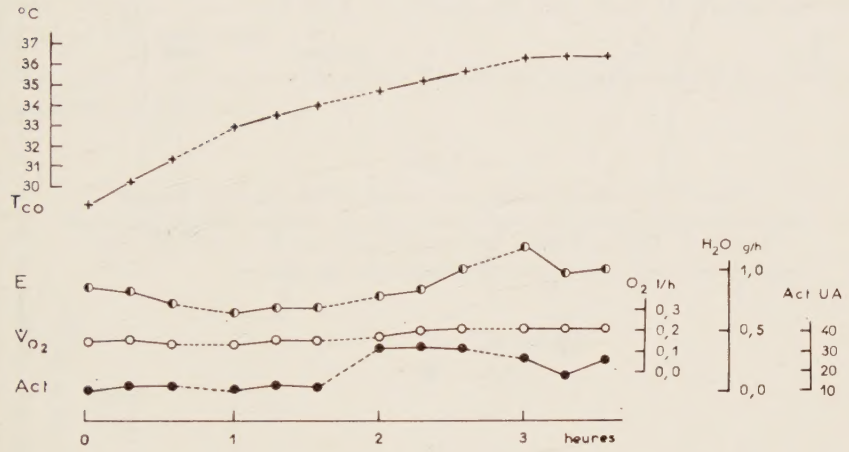
La figure 1 nous montre l'évolution au cours des premières heures des divers paramètres, enregistrés chez un Tenrec exposé à 35 °C en juin. Nous voyons T_{co} augmenter progressivement de 29 à 36,5 °C, et se stabiliser à cette dernière température. Chez les animaux exposés au froid le phénomène se produit en sens inverse. Nous rejetons par conséquent, dans tout ce qui suit, les va-

leurs obtenues lors des premières heures et utilisons seulement les valeurs correspondant à une T_{co} stabilisée.

FIG. 1

Consommation d'oxygène (V_{O2}), température colonique, rejet de vapeur d'eau (E) et activité (Act) d'un Tenrec exposé à 35 °C, en juillet (3 premières heures d'expériences)

Les pointillés correspondent aux périodes d'étalonnage



Sur la figure 2 nous avons porté les valeurs mesurées ainsi que les moyennes, pour janvier et juin, de la production de chaleur, de la perte de chaleur latente et de la température colonique.

La figure 2 nous montre que la zone de neutralité thermique se place autour de 30 °C (T_a) aussi bien en janvier qu'en juin.

A la température ambiante de 25 °C, qui est nettement inférieure à la neutralité thermique, on observe deux types de réaction :

— en janvier (fig. 2*a*) le métabolisme augmente par rapport à sa valeur à la neutralité thermique, tandis que la température colonique diminue quelque peu; l'animal réagit en homéotherme imparfait;

— en juin (fig. 2*b*) le métabolisme peut augmenter comme en janvier, avec également une faible chute de température colonique; mais on peut observer une autre réaction, avec une chute du métabolisme et une chute importante de la température colonique, parallèlement à celle de la température ambiante. Dans ce dernier cas, le Tenrec réagit en poikilotherme : M décroît de 40 p. 100, T_{co} tombe à 26,5 °C; le Q^{10} (calculé d'après la différence des températures coloniques) est égal à 2,8.

Le Tenrec est donc hétérotherme en juin, c'est-à-dire qu'il réagit tantôt en homéotherme, tantôt en poikilotherme.

FIGURE 2

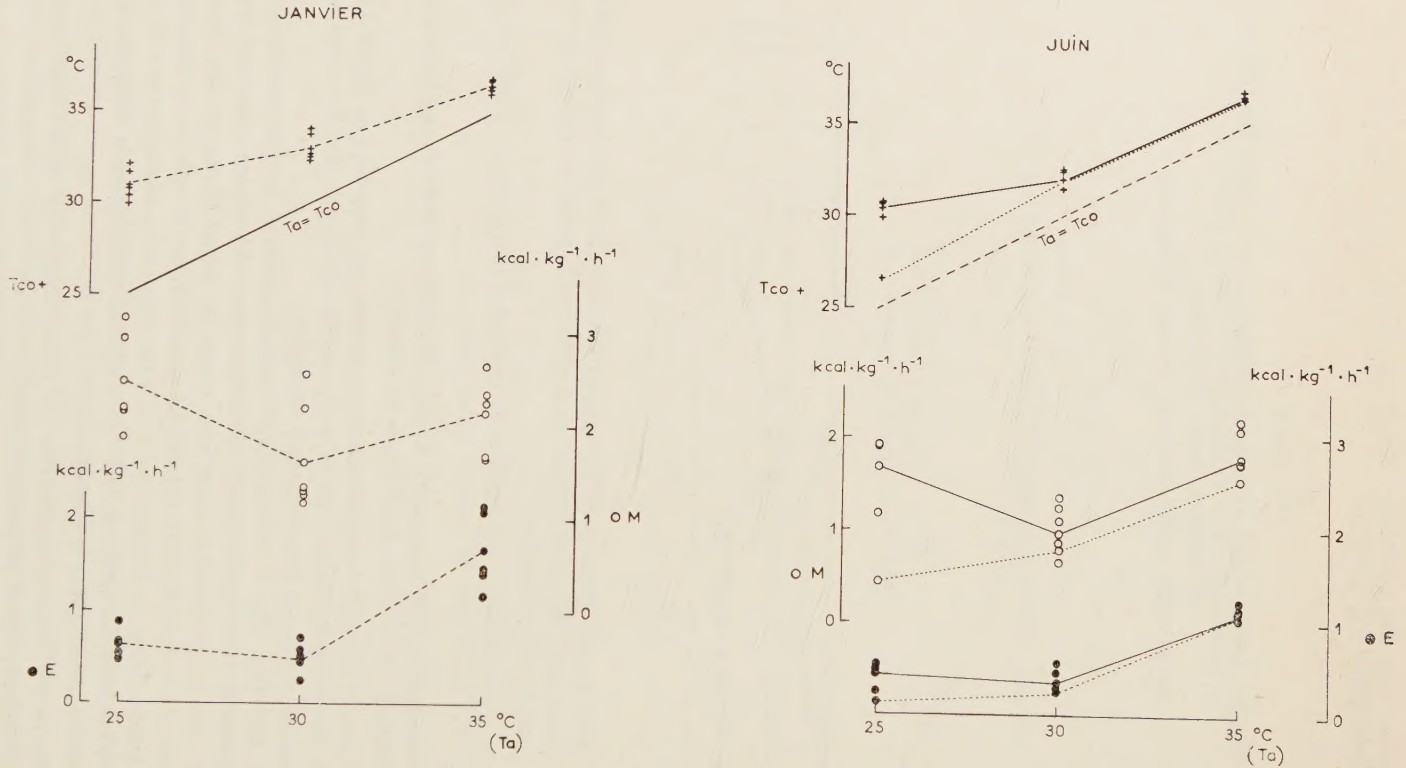


FIG. 2*a* et 2*b*

Production de chaleur, déperdition de chaleur latente et température colonique en janvier et juin. Chaque point représente la moyenne de 8 à 12 heures de mesures consécutives sur le même animal, dépouillées par quart d'heure. En juin, un des animaux est poikilotherme à 25 °C. Les valeurs obtenues chez cet animal aux diverses températures ambiantes sont réunies par la ligne pointillée.

Lorsque le Tenrec réagit en homéotherme imparfait, on observe à 25 °C une augmentation du métabolisme par rapport à 30 °C qui atteint 56 p. 100 en janvier et 73 p. 100 en juin. En même temps, la température colonique décroît de 2,1 °C en janvier et 1,6 °C en juin.

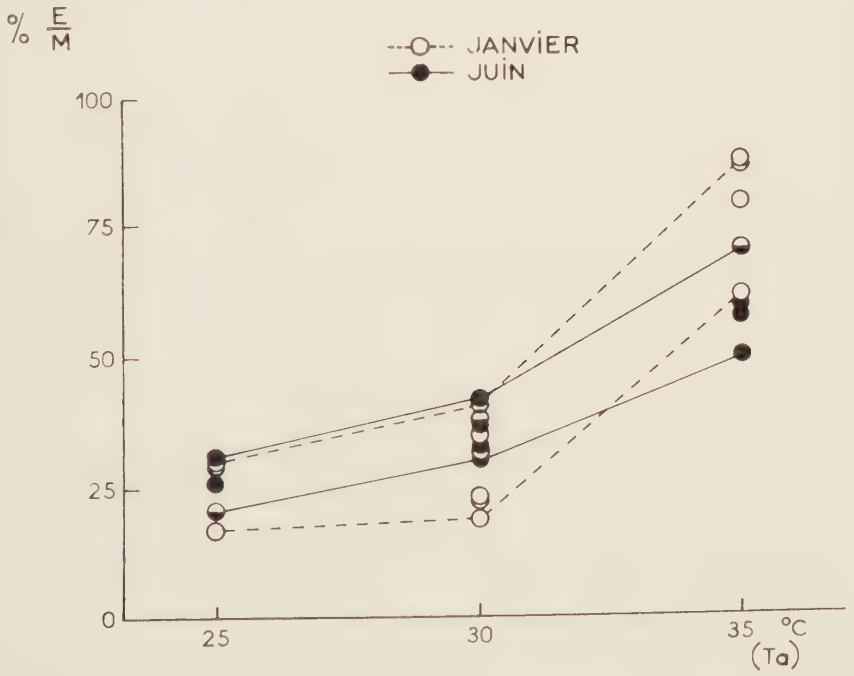
Exposé au chaud (35 °C) le Tenrec laisse sa température colonique augmenter de 4,5 °C par rapport à la neutralité thermique, son métabolisme augmentant de 82 p. 100. L'animal est donc pratiquement poikilotherme, sa température colonique évolue presque parallèlement à la température ambiante.

En janvier, par contre, la température colonique augmente de 3,5 °C seulement, atteignant pourtant 36,5 °C comme en juin, mais M n'augmente que de 35 p. 100 seulement.

La figure 3 nous permet de suivre l'évolution du rapport E/M aux diverses températures ambiantes.

Fig. 3

Rapport perte de chaleur latente sur production de chaleur totale
Moyennes journalières pour chaque animal aux trois températures ambiantes
Les traits pleins et pointillés joignent les valeurs maxima et minima
pour chaque température ambiante

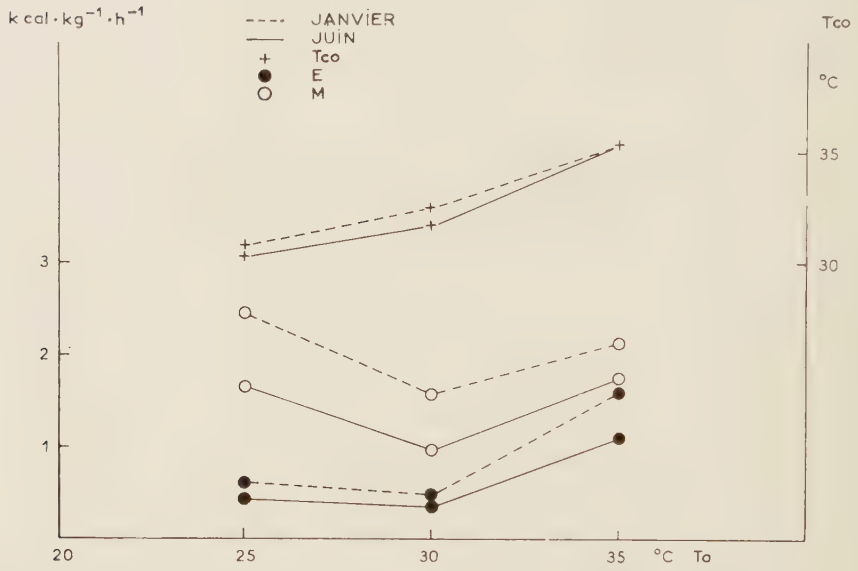


La valeur moyenne de E/M est déjà élevée à 25 et 30 °C (25 et 36 p. 100); à 35 °C le rapport E/M passe à 62,4 p. 100 en juin et 77,7 p. 100 en janvier.

Sur la figure 4 nous avons représenté uniquement les moyennes de métabolisme, déperdition latente et température colonique en janvier et juin, afin de mieux mettre en évidence les différences saisonnières.

Fig. 4

Comparaison des moyennes de production de chaleur, déperdition latente et température colonique en janvier et juin



La figure 4 nous montre une réduction du métabolisme de juin par rapport à celui de janvier; elle est de 18 p. 100 à 35 °C, 39 p. 100 à 30 °C et 33 p. 100 à 25 °C.

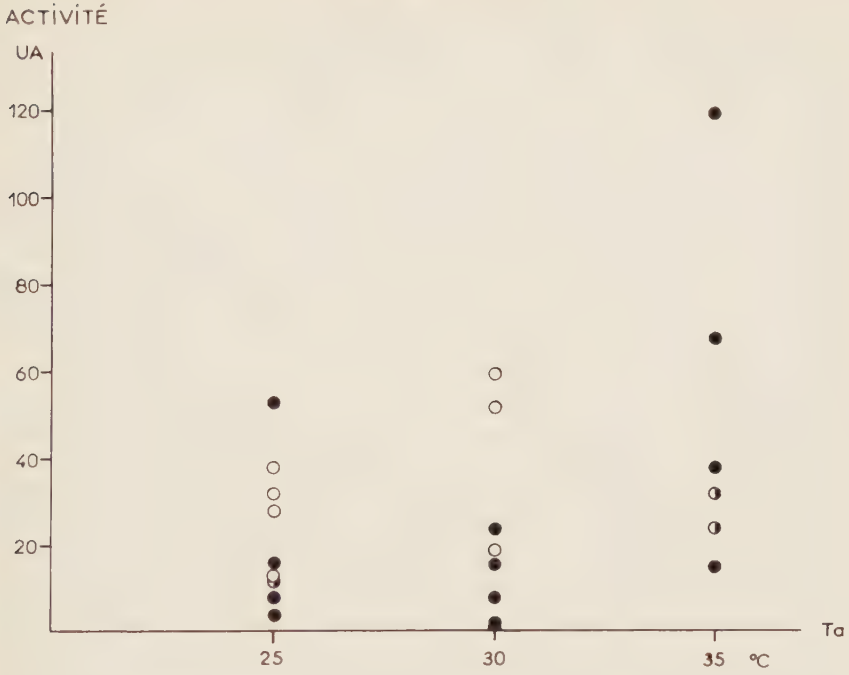
La température colonique évolue parallèlement, en janvier et juin, entre 25° et 30 °C; alors qu'elle augmente davantage, entre 30° et 35 °C, en juin qu'en janvier.

Le métabolisme, qui augmente presque parallèlement entre 30° et 25 °C, augmente plus vite entre 30° et 35 °C en juin. La perte de chaleur latente augmente nettement plus en janvier qu'en juin, lorsque la température ambiante passe de 30 à 35 °C.

Sur la figure 5 nous avons porté les résultats des mesures d'activité faites en même temps que la mesure des autres paramètres.

Fig. 5

Activité enregistrée aux diverses températures ambiantes
(Moyennes journalières par animal)
UA, *unité arbitraire : 1/50 de tour de roue actographique. — Cercles creux : juin*
Cercles pleins : janvier



La dispersion est très grande, et il n'apparaît pas de différence d'activité significative aux trois températures ambiantes; il n'y a pas non plus de différence saisonnière.

DISCUSSION

1° Zone de neutralité thermique.

Cette zone se situe autour de 30 °C (T_a), aussi bien en juin qu'en janvier. Ceci confirme notre observation antérieure qui plaçait la température critique inférieure à 27-30 °C. Nous sommes également en accord avec les travaux de Herter (7, 8) sur d'autres *Tenrecinae* tels que *Echinops telfairi* et *Hemitenrec semispinosus*, chez lesquels la température préférentielle, déterminée à l'aide d'une orgue thermique « Temperatur orgel » se place entre 28° et 33 °C.

Au mois de juin, le métabolisme du Tenrec est réduit de 39 p. 100 par rapport à sa valeur de janvier. Cette réduction est du même ordre de grandeur que la réduction automnale du métabolisme de base observée chez les hibernants [Kayser (16)].

Il y a là une analogie de plus entre le Tenrec et les hibernants de nos régions. Mais alors que chez ceux-ci la température colonique T_{co} est la même en été et en automne, elle passe chez le Tenrec de 33 °C en janvier à 32 °C en juin. Si l'on calcule la valeur qu'aurait M en janvier pour $T_{co} = 32$ °C, avec un Q_{10} de 2,5 on trouve 1,15 kcal/kg^{-1}/h^{-1}, alors que la valeur mesurée est de 0,97 kcal/kg^{-1}/h^{-1} (en juin).

On observe donc, en juin à 30 °C, une réduction simultanée du métabolisme et de la température colonique, celle-ci pouvant expliquer partiellement celle-là.

2° Exposition a un froid modéré : hétérothermie.

Nous avons observé la poikilothermie du Tenrec dans un cas seulement, alors que dans notre travail précédent, tous les animaux étaient hétérothermes à 23 °C (T_a). Ceci s'explique par la température ambiante plus élevée (25 °C) à laquelle étaient soumis les animaux, et est en accord avec les observations d'Eisentraut (3) et Lachiver (20), qui placent à 24 °C la limite inférieure d'activité du Tenrec.

Le fait que l'animal puisse entrer en hypothermie au lieu de régler sa T_{co} s'explique, selon Hudson et Bartholomew (13) par l'abaissement du métabolisme de base en juin (fig. 3); celui-ci entraînant probablement un relèvement de la température critique inférieure, l'animal doit mettre en œuvre plus tôt ses mécanismes de thermogenèse; par conséquent, un léger retard dans le déclanchement de ces mécanismes suffit à entraîner l'hypothermie.

En juin la température colonique est inférieure de 0,5 °C à la valeur de janvier, alors que M est réduit de 32 p. 100; cette dernière réduction est très supérieure à celle que prévoierait la loi de Van't Hoff, contrairement à ce que nous avions observé à 30 °C.

On peut expliquer ce fait en comparant les valeurs de h (tableau I) à 25 °C en janvier (2,5 kcal/h^{-1}/°C^{-1}) et en juin (1,8). La réduction de h en juin permet de maintenir la température colonique à un niveau élevé malgré l'abaissement du métabolisme.

Ceci pourrait être un argument en faveur de l'existence d'un mécanisme primitif de thermorégulation physique, qui permettrait de limiter la chute de température colonique en réduisant h. En fait, si on compare les valeurs de h en juin, à 25 °C, chez l'animal homéotherme et chez le poikilotherme, on constate que h garde la même valeur (1,85 kcal m^{-2} h^{-1} °C^{-1}) dans les deux cas.

Si le Tenrec maintient sa température centrale à un niveau élevé, il le fait uniquement par thermogenèse de réchauffement, sans variation du coefficient de transfert de chaleur; la réduction de h en juin par rapport à janvier est une conséquence du cycle saisonnier.

Chez un animal homéotherme vrai, dont la température centrale reste à peu près constante lorsqu'il est exposé au froid modéré, h représente en général la pente de la droite rendant compte de l'augmentation du métabolisme en fonction de l'abaissement de la température ambiante. Ceci est vrai dans la

mesure où cette droite coupe l'axe des abscisses à la température ambiante égale à la température colonique. Dans ces conditions, l'augmentation du métabolisme suit la loi de Newton et augmente proportionnellement à l'écart entre la température ambiante et la température colonique. Il n'en est pas de même lorsque aux températures inférieures à la neutralité thermique, l'animal garde la possibilité de réduire sa déperdition physique par modification de la posture (par exemple : mise en boule) ou tout autre mécanisme (par exemple : gonflement du plumage chez les oiseaux).

Chez le Tenrec la température colonique n'étant pas constante, on est obligé de calculer la valeur de h pour chaque température ambiante. Nous avons calculé les valeurs de h' à partir de nos valeurs précédemment publiées (11) et les avons portées dans le tableau II (Il s'agit là de h', calculé à partir de la production de chaleur totale, et non de la perte de chaleur sensible, comme dans le tableau I).

Tableau II

	h': Coefficient combiné de transfert de chaleur totale		
	Octobre	Novembre	Mai (animal homéotherme)
	kcal h^{-1} m^{-2} $°C^{-1}$	kcal h^{-1} m^{-2} $°C^{-1}$	kcal h^{-1} m^{-2} $°C^{-1}$
T_a 23 °C	2,0	2,5	2,8
T_a 19 °C	2,1	2,3	2,0
T_a 15 °C	2.2	2,2	2,1
T_a 11 °C	2,5	1,9	1,9

Il y a une erreur systématique due au fait qu'on néglige la perte de chaleur latente, dont la valeur procentuelle reste à peu près constante aux basses températures ambiantes, mais augmente beaucoup aux températures ambiantes plus élevées (27 et 30 °C). Nous avons donc rejeté les valeurs obtenues à ces deux températures.

Nous constatons que h' diminue progressivement en novembre et mai quand la température ambiante passe de 23 à 11 °C. Ceci est dû au fait que le Tenrec se met partiellement en boule et réduit son activité; les poils longs et rares et les piquants qu'il porte ne lui permettent pas d'augmenter son isolation par pilo-érection. En octobre par contre h' augmente quand la température ambiante diminue. L'animal est très actif, son métabolisme est élevé et lui permet de maintenir sa température colonique à un niveau élevé; mais son activité lui fait perdre le bénéfice de son ébauche de thermorégulation physique comportementale, et ne lui permet pas de freiner sa déperdition.

La réduction de h mise en évidence en juin (tableau I) aussi bien à 30 qu'à 25 °C peut peut-être s'interpréter comme la manifestation d'un cycle saisonnier des glandes endocrines, comme chez les autres hibernants, bien que nous n'ayons pas étudié ce problème.

On pourrait envisager une augmentation de thermogenèse au froid par activité locomotrice; mais l'activité (fig. 5) n'augmente pas notablement à 25 °C (T_a) par rapport à la neutralité thermique.

3° Exposition au chaud.

A 25 °C et 30 °C (T_a) le rapport E/M a déjà une valeur élevée : 25 p. 100 (à 25 °C) à 36 p. 100 (à 30 °C); chez le rat blanc à 29 °C on trouve moins de 20 p. 100 [Hildwein et Champigny (12)]; chez le hamster à 26 °C, 21 p. 100 en été et 19 p. 100 en hiver [Malan et Hildwein (24)].

La valeur calculée chez le Tenrec est plus élevée que celle d'autres animaux à mauvaise thermorégulation physique, tels que les hibernants (le hamster) ou les animaux tondus [Mayer-Nichita (25)] qui ont habituellement une perte de chaleur sensible élevée et une déperdition latente plus faible.

L'explication réside peut être dans l'abondante salivation du Tenrec sur ses pattes antérieures.

A 35 °C, nous avons vu (fig. 3) que le rapport E/M augmente beaucoup par rapport à 30 °C. Il s'agit bien là d'un mécanisme de thermolyse, plus développé en janvier, qui permet au Tenrec de limiter l'augmentation de sa température colonique. Cette thermolyse se fait essentiellement par salivation et léchage, comme il est habituel chez beaucoup d'animaux (24). En janvier, le Tenrec limite également l'augmentation de sa température colonique en augmentant moins son métabolisme qu'en juin (fig. 4). Par contre, la valeur du coefficient de transfert de chaleur sous forme sensible (h) est du même ordre de grandeur à 35 °C qu'à 25 et 30 °C, il n'y a pas augmentation de déperdition sous forme sensible.

En juin, au contraire, h augmente beaucoup à 35 °C. Le Tenrec se lèche peu et perd moins de chaleur sous forme latente; mais il se couche sur le dos, expose sa face ventrale plus nue que la face dorsale et augmente sa déperdition sensible. On peut supposer que ce comportement s'accompagne d'une augmentation de la vasodilatation.

Sur la courbe d'activité (fig. 5) nous n'observons pas de réduction notable de l'activité locomotrice à 35 °C (T_a), ni de différence entre juin et janvier.

4° Loi des tailles chez le Tenrec.

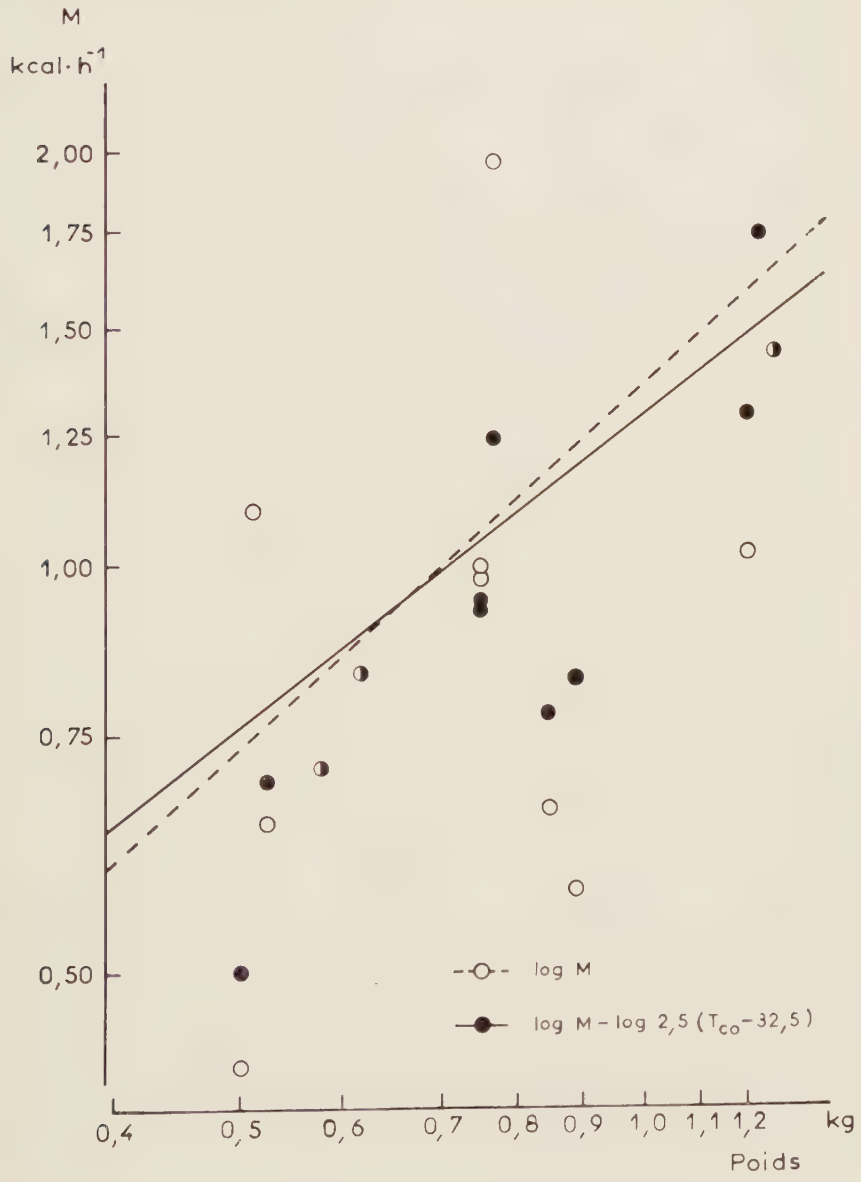
On sait [Kayser et Heusner (18)] que la relation entre le métabolisme énergétique et le poids s'exprime par l'équation : $M = a.P^b$, soit $\log M = b.\log P + \log a$ (a et b étant des constantes). La valeur de b « exposant du poids » a fait l'objet de nombreuses discussions. Dans un précédent travail (10), nous avions calculé la droite de régression du log de la consommation d'oxygène en sommeil profond sur le log du poids corporel (T_a = 15 °C). Pour une marge de poids de 220 à 1 220 g, nous avions trouvé un coefficient de régression b égal à 1,10 (intervalle de confiance 1,29-0,91, au seuil de 0,05). La pente de cette droite ne différait pas significativement de celle que Kayser (16) avait établie pour l'ensemble des hibernants en sommeil profond.

Nous avons effectué le même calcul à partir des valeurs de métabolisme mesurées à la neutralité thermique, qui se rapprochent donc beaucoup du métabolisme de base.

FIG. 6

Métabolisme de base en fonction du poids corporel ($T_a = 30\,°C$), coordonnées log-log
Chaque point représente la moyenne journalière d'un animal

Droite de régression log M.log P : $b = 0{,}89$, $r = 0{,}58$;
Droite de régression [log M — log 2,5.(T_{co} — 32,5].log P : $b = 0{,}78$, $r = 0{,}76$.



Nous n'avons pas séparé les valeurs du métabolisme mesuré en juin et janvier. Un premier calcul, effectué en utilisant les valeurs brutes de M, nous donne une valeur de $b = 0{,}89$. Cette valeur est élevée; mais les valeurs brutes de M correspondent à des températures coloniques échelonnées de 31,4 à 34 °C. Nous avons vu plus haut la variation de M avec la température colonique pour $T_a = 30$ °C; il paraît donc justifié de ramener l'ensemble des valeurs de M à une même température colonique; ce que nous avons fait en appliquant la loi de Van't Hoff, en adoptant pour T_{co} la valeur moyenne de 32,5 °C et pour le Q_{10} la valeur de 2,5. Un nouveau calcul de régression nous donne alors $b = 0{,}78$ (limites de confiance 0,49-1,07), valeur plus élevée que celle que donne Kayser (17) pour les hibernants réveillés ($b = 0{,}62$) et les animaux tropicaux ($b = 0{,}59$), mais ne différant pas significativement de celles-ci.

Pour les mammifères homéothermes vrais, la loi des tailles peut s'exprimer par la formule de Kleiber (19) : $M\ (kcal/h) = 3.P^{0,75}\ (kg)$. Pour le cobaye angora exposé à 30 °C la valeur du métabolisme calculée serait de 2,4 kcal/h; la valeur que nous mesurons est de 2,3 kcal/h; il y a donc accord entre la valeur prévue et la valeur mesurée.

Les valeurs trouvées chez le Tenrec vérifient-elles cette loi ? Pour être valable, la comparaison doit être effectuée à la même température colonique; nous utilisons les valeurs mesurées chez le Tenrec à $T_a = 35$ °C; T_{co} atteint alors 36,5 °C, valeur assez voisine de celle des homéothermes vrais.

Si le Tenrec était un homéotherme parfait, nous devrions trouver les valeurs de métabolisme suivantes : 2,5 kcal/h en janvier et 2,2 kcal/h en juin. Les valeurs mesurées sont de 1,6 kcal/h en janvier et 1 kcal/h en juin.

Il y a donc une différence métabolique entre le Tenrec et les homéothermes supérieurs, puisque pour une température centrale semblable, le métabolisme du Tenrec est inférieur de 36 à 56 p. 100 à celui des homéothermes vrais.

5° Comparaison entre le Tenrec et l'Echidné.

D'après l'anatomie comparée [Grasse (5)] le Tenrec est l'un des plus primitifs parmi les mammifères placentaires. Il nous a paru intéressant de le comparer à un animal plus primitif du point de vue phylétique, un monotrème : l'Echidné (*Tachyglossus aculeatus*) dont la thermorégulation a fait l'objet d'une étude récente (Schmidt-Nielsen, Dawson et Crawford (26)].

a. Zone de neutralité thermique.

La zone de neutralité thermique de l'Echidné s'étend de 20 °C à 30 °C, la température critique inférieure est donc de 20 °C. Celle du Tenrec se place autour de 30 °C, la température critique inférieure est environ 27 °C. Selon les critères de Scholander (27), le Tenrec serait donc plus « tropical », adapté à un climat plus chaud que l'Echidné.

L'Echidné produit à 24 °C, 1,2 kcal/kg $^{-1}$ h $^{-1}$, valeur que l'on retrouve à 30 °C chez le Tenrec (moyenne été-hiver). Par contre, la température colonique de l'Echidné est alors de 30 °C contre 32,5 °C pour le Tenrec, qui maintient sa température colonique à un niveau plus élevé; ce qui constitue un progrès par rapport à l'Echnidé.

b. Exposition au froid.

Les valeurs de consommation d'oxygène de l'Echidné que nous avons déterminées sur les courbes de Schmidt-Nielsen sont environ 0,25 ml $0_2/g^{-1}/h^{-1}$ à 20 °C et 0,75 ml $0_2/g^{-1}/h^{-1}$ à 5 °C, ce qui donne une augmentation des échanges de 13 p. 100 par degré d'abaissement de la température ambiante. Cette valeur est du même ordre de grandeur que celles que nous avions déterminées chez le Tenrec (11). Nous n'avions pas expérimenté aux T_a inférieures à 11 °C, celles-ci étant léthales pour le Tenrec d'après Lachiver (20).

L'Echidné supporte des températures ambiantes nettement inférieures (jusqu'à 0 °C). Ceci est peut-être une conséquence du rapport surface déperditrice-poids du corps plus favorable pour l'Echidné qui pèse 2 à 3 kg alors que le Tenrec ne dépasse guère 1 kg. Schmidt-Nielsen a calculé le coefficient de transfert de chaleur totale (h') chez l'Echidné; h' est égal à 1,5-2,0 $kcal/m^{-2}/h^{-1}/°C^{-1}$, et varie peu quand T_a passe de 20 °C à 0 °C. Chez le Tenrec $h' = 1{,}9\text{-}2{,}3$ $kcal/m^{-2}/h^{-1}/°C^{-1}$, pour les températures ambiantes comprises entre 23 °C et 11 °C. L'Echidné, comme le Tenrec, règle sa température colonique au froid uniquement par thermogenèse de réchauffement.

La température colonique de l'Echidné reste aux alentours de 30 °C quand la température ambiante passe de 30 °C à 0 °C; chez le Tenrec la température ambiante passe de 34 °C à 32 °C quand la température ambiante passe de 30 °C à 11 °C. Le Tenrec maintient sa température colonique à un niveau plus élevé que l'Echidné, comme nous l'avions vu à la neutralité thermique.

L'Echidné peut devenir hypothermique, mais alors que chez le Tenrec l'hétérothermie est habituelle, en juin, Schmidt-Nielsen n'a pu se prononcer sur ce point chez l'Echidné du fait du petit nombre d'animaux dont il disposait.

La différence entre le Tenrec et l'Echidné concernerait donc la température limite inférieure, plus basse chez l'Echidné, ainsi que la température colonique plus élevée chez le Tenrec.

c. Exposition au chaud.

A 30 °C, le rapport E/M est égal à 30 p. 100 chez l'Echidné comme chez le Tenrec. A 33 °C, le rapport ne s'élève pas au-delà de 45 p. 100 chez l'Echidné alors qu'il peut atteindre 88 p. 100 chez le Tenrec à 35 °C, qui bénéficie donc d'une certaine possibilité de thermolyse latente, et se montre plus évolué que l'Echidné.

Le coefficient de transfert de chaleur (h') peut atteindre 7 $kcal/m^{-2}/h^{-1}/°C^{-1}$ chez l'Echidné à 33 °C; mais si on calcule le coefficient de transfert de chaleur sensible (h) en soustrayant la perte de chaleur latente (E/M = 40 p. 100) on trouve $h = 4$ $kcal/m^{-2}/h^{-1}/°C^{-1}$, valeur comparable à celle du Tenrec en juin, période où ses capacités de thermolyse sont réduites. La température colonique du Tenrec est supérieure de 1,5 °C à celle de l'ambiance, alors que chez l'Echidné elle se place à 3 °C au-dessus de T_a. L'Echidné règle mal sa température colonique en ambiance chaude.

J. Loi des tailles.

A l'aide d'un Q_{10} de 2,5 Schmidt-Nielsen calcule le métabolisme qu'aurait l'Echidné si sa température centrale atteignait 38 °C et trouve une valeur en accord avec celle calculée à l'aide de l'équation de Kleiber. Ce n'est pas le cas du Tenrec dont le métabolisme mesuré à 36,5 °C (T_{co}) est inférieur de 36 à 56 p. 100 au métabolisme prévu par l'équation de Kleiber.

CONCLUSION

Le Tenrec, animal très primitif du point de vue de l'anatomie comparée, se révèle également primitif du point de vue de la physiologie de la thermorégulation.

Il possède une thermorégulation chimique puissante, mais une thermorégulation physique très déficiente.

Ses capacités thermorégulatrices présentent une variation saisonnière :

— en janvier (été austral), le Tenrec est un homéotherme imparfait qui règle partiellement sa température centrale par augmentation de production de chaleur en ambiance froide et par l'augmentation de sa déperdition de vapeur d'eau en ambiance chaude;

— en juin (hiver austral), la production de chaleur à la neutralité thermique (30 °C) est réduite de 39 p. 100 par rapport à janvier. Exposé à un froid modéré, le Tenrec est hétérotherme (soit homéotherme imparfait, soit poikilotherme); exposé à la chaleur, il est poikilotherme.

Il y a une différence de niveau métabolique entre le Tenrec et les homéothermes vrais : son métabolisme est inférieur de 36 à 56 p. 100 à celui prédit par l'équation de Kleiber.

Le Tenrec est plus évolué que l'Echidné, il a acquis la possibilité de limiter l'augmentation de sa température colonique au chaud par thermolyse.

BIBLIOGRAPHIE

1. Brown-Sequard C. E., *C. R. Soc. Biol.*, 1849, *1*, 37.
2. Cuvier G., cité par Brown-Sequard, (1).
3. Eisentraut M., *Mammalia*, 1955, *19*, 437.
4. Ginglinger A. et Kayser Ch., *Ann. Physiol. Physico-chim. Biol.*, 1929, *5*, 710.
5. Grasse P. P., Ordre des Insectivores, *Traité de Zoologie*, t. XVII, fasc. II, Masson édit., Paris, 1955.
6. Hardy J. D., *Proceed. Sympos. on Physiol. and Behavioral Temperature regulation*, New Haven, 1968 (sous presse).
7. Herter K., *Zool. Beiträge*, 1962, *7*, 239.
8. Herter K., *Zool. Beiträge*, 1963, *9*, 237.
9. Heusner A., Analyse de la variation nycthémérale du métabolisme énergétique chez le rat blanc, *Thèse État ès Sciences*, Strasbourg, 1963, 1 vol., 280 + x pages.
10. Hildwein G., *C. R. Acad. Sci.*, 1964, *259*, 2009.

11. Hildwein G., *C. R. Soc. Biol.*, 1964, *158*, 1137.
12. Hildwein G. et Champigny O., *Arch. Sci. Physiol.*, 1967, *21*, 45.
13. Hudson J. W. et Bartholomew G. A., *Handb. Physiol. Amer. Physiol. Soc. edit.*, 1964, *4*, 544.
14. Kayser Ch., *Ann. Physiol.*, 1939, *15*, 1087.
15. Kayser Ch., *C. R. Soc. Biol.*, 1960, *154*, 1873.
16. Kayser Ch., *C. R. Soc. Biol.*, 1963, *157*, 2081.
17. Kayser Ch., Évolution de l'homéothermie incomplète, p. 285-323, in *Les Concepts de Claude Bernard*, vol. 2, Masson édit., Paris, 1967.
18. Kayser Ch. et Heusner A., *J. Physiol.*, Paris, 1964, *56*, 489.
19. Kleiber M., *The fire of life, an introduction to animal energetics*, 1 vol., 454 pages, 1961, John Wiley & Sons edit., New York.
20. Lachiver F., p. 30, in Kayser Ch. : *The Physiology of natural hibernation*, 1 vol., 325 pages, Pergamon Press édit., Oxford, 1961.
21. Lasiewski R. C., Acosta A. L. et Bernstein M. H., *Comp. Biochem. Physiol.*, 1966, *19*, 445.
22. Malan A. et Hildwein G., *C. R. Soc. Biol.*, 1965, *159*, 558.
23. Malan A. et Hildwein G., *Med. Biol. Engng*, 1967, *5*, 65.
24. Malan A. et Hildwein G., *Arch. Sci. Physiol.*, 1969, *23*, 153.
25. Mayer A. et Nichita G., *Ann. Physiol. Physico-chim. Biol.*, 1929, *5*, 777.
26. Schmidt-Nielsen K., Dawson T. J. et Crawford E. C., *J. Cell. Physiol.*, 1966, *67*, 63.
27. Scholander P. F., Hock R., Walters V., Johnson F. et Irving L., *Biol. Bull.*, 1950, *99*, 237.
28. Twente J. W. et Twente J. A., *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, 1964, A IV, *71/32*, 435.